

## Enquête sur les maladies fongiques de l'arachide (*Arachis hypogaea*) en Côte-d'Ivoire. II. Épidémiologie de la rouille de l'arachide (*Puccinia arachidis*)

S. SAVARY

Laboratoire de Phytopathologie, ORSTOM, Institut Français de Recherche Scientifique pour  
le Développement en Coopération, Centre d'Adiopodoumé, B.P. V51, Abidjan, Côte-d'Ivoire

Accepted 4 December 1986

### Abstract

*A survey of fungal diseases of groundnut (*Arachis hypogaea L.*) in Ivory Coast. II. Epidemiology of the groundnut rust (*Puccinia arachidis*)*

A survey was conducted in small farmers' fields in Ivory Coast to study the foliar diseases of groundnut caused by fungi. The results were interpreted by use of correspondence and principal component analyses. Some epidemiological features distinguish groundnut rust from *Cercospora* leaf-spots: marked weather requirements for its optimal development, a preference for vigorous plants of well-tended crops, and strong dispersal abilities at mesoscale and macroscale. These characteristics contrast with those of *C. arachidicola*, which has a wider range of suitable weather conditions, and causes severe attacks in poor stands. Results are in good agreement with previous monocyclic studies. This study points at the probable risks which would accompany an intensification process in groundnut cultivation.

*Additional keywords:* integration levels, crop intensification, *Cercospora arachidicola*, *Cercosporidium personatum*, factorial analysis, principal component analysis.

### Résumé

Des données ont été rassemblées sur les maladies foliaires de l'arachide, et notamment, sur la rouille, au cours d'une enquête dans les cultures traditionnelles de Côte d'Ivoire. Des interprétations sont proposées à partir d'analyses factorielles des correspondances, et d'analyses en composantes principales. Les caractéristiques épidémiologiques de la rouille qui se dégagent de cette étude sont: des exigences assez strictes vis-à-vis du régime des pluies et de la température, un développement qui est lié au bon état physiologique de l'hôte, et une forte propension de la maladie à se propager à moyenne et grande échelles. Ces caractéristiques s'opposent à celles des cercosporioses, et en particulier, à la cercosporiose due à *Cercospora arachidicola*. Cette maladie ne présente pas, en effet, d'exigences climatiques très marquées, se développe dans des stations d'aspect médiocre et ne possède pas les mêmes capacités de dispersion. Les résultats concernant la rouille sont en bon accord général avec les données obtenues précédemment au cours d'études monocycliques. Ils mettent, enfin, en évidence les risques probables qui accompagneraient un processus d'intensification de la culture.

*Mots clés additionnels:* niveaux d'intégration, intensification des cultures, *Cercospora arachidicola*, *Cercosporidium personatum*, analyse factorielle des correspondances, analyse en composantes principales.

## Introduction

Au cours d'une analyse préliminaire (Savary, 1987a), une description de la situation de la culture traditionnelle de l'arachide en Côte-d'Ivoire vis-à-vis de ses parasites fongiques a été proposée. L'importance des parasites foliaires, et spécialement de *Puccinia arachidis* Speg., *Cercosporidium personatum* Berk. & Curt. Deighton, et *Cercospora arachidicola* Hori y était soulignée. Plus encore que dans la première étape de l'analyse de cette enquête épidémiologique, l'accent est mis, dans la présente étude, sur la rouille de l'arachide, en raison de son importance nouvelle en Afrique de l'Ouest et de la rareté relative des informations concernant cette maladie.

L'objectif est ici de comparer les données disponibles sur les facteurs influençant les étapes du cycle de *P. arachidis*, d'une part, aux résultats d'une analyse multivariée portant sur les épidémies de rouille qui se développent dans les parcelles paysannes, d'autre part. S'adressant à deux niveaux d'intégration différents (Zadoks, 1972), le passage de l'un à l'autre doit s'accompagner d'une perte d'information quant aux effets individuels des facteurs de milieu, mais on peut également s'attendre à voir le tableau général s'enrichir des interactions entre ces facteurs (Zadoks et Schein, 1979).

La littérature portant sur les facteurs influençant le cycle de *P. arachidis* est peu abondante (Mallaiah et Rao, 1979, 1982; Subrahmanyam et al., 1985); on a surtout utilisé les résultats obtenus sur ce sujet au Laboratoire de Phytopathologie du Centre ORSTOM d'Adiopodoumé. Les observations de terrain portant sur les épidémies de rouille de l'arachide sont, par contre, assez nombreuses (Harrison, 1972; O'Brien, 1977; Krishna Prasad et al., 1979; Subrahmanyam et McDonald, 1982; Reis, 1982). Ces descriptions permettent une comparaison de la situation ivoirienne avec celles d'autres régions de culture de l'arachide.

Dans les analyses présentées, les données décrivant les cercosporioses ont été incluses; elles fournissent des éléments de référence permettant des comparaisons entre les épidémies de deux types de maladies foliaires.

## Méthodes

Les outils statistiques disponibles pour l'analyse multivariée de données épidémiologiques sont nombreux. Ils ont tous en commun de réduire un dossier initial complexe, et insaisissable dans son ensemble, en un tableau plus simple qui rend compte de l'essentiel de la structure du dossier initial. La structure du tableau simplifié obtenu est donnée par les quelques variables qui le composent. Ces variables peuvent être directement tirées du tableau initial (comme c'est le cas dans la régression multiple, Butt et Royle, 1974), ou peuvent être des combinaisons de certaines des variables initiales. Dans ce cas, on remplace un espace à  $k$  dimensions (s'il y a  $k$  variables dans le tableau initial) par un espace à quelques – le plus souvent, 2 – dimensions: c'est le cas des méthodes factorielles, et en particulier, de l'analyse factorielle des correspondances (ACF, Benzecri et al., 1973), et de l'analyse en composantes principales normées (ACP, Lebart et Fénelon, 1975), qui sont les méthodes de la présente étude.

*Les variables.* L'ensemble des variables utilisées au cours de l'analyse ont déjà été décrites (Savary, 1987a, Tabl. 1). Celles qui sont utilisées dans la présente étude sont, comme variables quantitatives:

les sévérités de rouille et de cercosporioses (R, P et A),  
 l'âge (AGE) des parcelles,  
 les indices de pluviométries antérieures (I1 en I2),  
 la température moyenne décadaire entre 10 et 20 jours avant la date de relevé (t),  
 la croissance foliaire (F),  
 la densité régionale des cultures (D),  
 la date de semis (ds),  
 l'écart-type de la date de semis (sds),  
 et comme variables qualitatives:  
 l'année et la région (AREG),  
 le stade de développement des plantes (STD),  
 l'établissement des cultures (BP) à plat (1) ou sur billons (2),  
 l'enherbement parcellaire (MH) faible (1), moyen (2) ou fort (3),  
 la densité de semis (DS) lâche (1), moyenne (2) ou forte (3),  
 l'installation de la culture en association (PM=5) ou pure (PM=1).

La variable F a été transformée en un indice de croissance relative par rapport à la croissance foliaire moyenne au stade considéré.  $Fr = F / F_{moyenne}$ . Les variables BP, MH, DS et PM n'ont été prises en compte qu'à partir de février 1983 (soit pour les deux dernières années de l'enquête: 279 champs). Toutes les autres variables sont disponibles pour l'ensemble de l'échantillon (309 champs).

*Variables à expliquer et explicatives. Variables actives et complémentaires.* Dans cette étude, les variables à expliquer sont bien sûr les sévérités de maladies foliaires. On admet que toutes les autres variables sont explicatives, mais en considérant qu'il existe une hiérarchie (le climat influe sur la croissance des plantes, qui peut influer sur le développement des épidémies) et des interactions (la croissance des plantes modifie le microclimat) entre les variables.

Sont déclarées actives dans une analyse, les variables qui participent au calcul des vecteurs directeurs des axes factoriels. Les variables actives des AFC sont les variables à expliquer (R, P et A). Ce choix est fondé, d'une part, sur la manipulation de tableaux de contingence de petites dimensions, et d'autre part, sur un désir d'homogénéité des graphiques obtenus. Dans les AFC, chacune des variables est représentée par une série de classes successives (Savary, 1987a), qui constituent les individus de l'analyse. Ainsi, R, P et A sont représentées par les individus Ri, Pi et Ai (i variant de 1 à 5). Dans les ACP, la démarche choisie est inverse: les variables actives sont les variables explicatives. Cette méthode a été appliquée au cours d'une petite partie de l'analyse, qui ne comportait que peu de variables explicatives. Il était donc probable d'obtenir des axes factoriels clairement distincts et relativement faciles à interpréter. Les axes des ACP sont interprétés en fonction de leur corrélation (coefficient *r* de Pearson) avec les variables actives.

*Critères de validité.* Il existe quelques éléments de référence sur ce sujet:

(1) 'On peut légitimement admettre que tout ce qui est interprétable est valide' (Benzécri et al., 1983); l'expression ressemble à un sophisme; elle signifie seulement que des fluctuations aléatoires ont peu de chance d'être interprétées comme ayant une structure dès lors que l'échantillon est suffisant. La validité du résultat est donc liée à la taille de l'échantillon. Se pose alors la question de sa représentativité.

(2) 'Méthodologiquement, une hypothèse est acceptable seulement lorsqu'une prédiction expérimentalement vérifiable peut en être tirée' (Zadoks, 1972). La procédure d'enquête ne se prête pas aisément à l'application de ce principe: bien souvent, la réduction du dossier initial est insuffisante pour aboutir à une hypothèse facilement vérifiable. A cet égard, la régression multiple occupe une place privilégiée, en raison de sa valeur prédictive.

Les analyses multivariées ne sont effectuées qu'après des analyses univariées. Dans le cas des AFC, on procède d'abord à la construction de tableaux de contingence et à des tests d'indépendance de distributions de fréquences (Chi-deux), qui permettent de calculer la probabilité  $p$  de rejeter à tort l'hypothèse d'indépendance des distributions, et dont les résultats peuvent être comparés à la structure des graphes. L'hypothèse d'indépendance des distributions de fréquences est rejetée lorsque  $p < 0.10$ . Enfin, la comparaison de graphes obtenus avec des sous-échantillons différents fournit une mesure de la stabilité des interprétations.

*Les analyses.* Une première série d'AFC est consacrée à l'étude des variables climatiques (I1, I2, t). Après codages en classes croissantes, les variables R, P et A sont rassemblées dans les tableaux de contingence ( $R^*P$ ) et ( $R^*A$ ), de la même manière qu'au cours de l'analyse préliminaire (Savary, 1987a). Cette analyse avait démontré une forte relation entre l'âge et le développement des plantes, d'une part, et le développement des épidémies de rouille et de cercosporiose (*C. personatum*, en particulier) d'autre part. Cette relation représente l'accroissement de maladie au cours du temps mesuré par l'âge des plantes, la tendance épidémique. Pour tenter de réduire l'effet de la tendance épidémique, et de mesurer les effets des facteurs du milieu sur R, P et A, le fichier principal a été découpé en sous-fichiers représentant trois groupes de classes de stades. Les analyses sur ces sous-fichiers couvrent le développement complet des plantes (groupe I: STD = 1-4, avec  $n = 79$ ; groupe II: STD = 5-8, avec  $n = 122$ , et groupe III: STD = 9-10, avec  $n = 108$  champs). La variable AGE ne suit pas exactement les variations de STD: les stades ont des durées variables en fonction des variétés. La variable AGE a donc été ajoutée comme variable complémentaire; elle permet de mesurer la tendance épidémique résiduelle dans chaque groupe de stades.

On aborde les effets des techniques culturales dans une seconde AFC. Parce que l'on peut supposer que ces effets doivent s'accumuler au cours de la croissance des plantes et des cycles successifs de multiplication des parasites, cette analyse est réalisée aux stades 9 et 10 (83 champs). Dans cette analyse, les variables complémentaires sont: PM, DS, MH, BP et Fr. Etant donné l'échantillon réduit de champs dans cette analyse, des abus d'interprétation peuvent être redoutés; la règle de ne considérer que des classes des variables explicatives comprenant au moins 10 champs a été adoptée. La variable Fr ne représente pas une technique culturale mais une conséquence des techniques utilisées. Fr rend compte de la croissance cumulée des plantes au cours de la culture, et contient donc les effets possibles des quatre autres variables complémentaires, des interactions avec les variables actives, (R, P et A), ainsi que les effets d'autres facteurs (fertilité du sol, façons culturales avant semis, régularité de l'alimentation hydrique des plantes, notamment).

La dernière analyse, une ACP, porte sur les calendriers cultureaux (ds, sds) et les densités régionales de culture (D). L'objectif de cette ACP est d'étudier quelques facteurs influençant la dispersion de la maladie à une méso-échelle ou à une macro-échelle

(Zadoks et Schein, 1979). L'échantillon choisi est constitué de champs jeunes, à l'époque de leur développement où les maladies ont le plus de chance d'apparaître c'est à dire (Savary, 1987a, Fig. 4), les stades: 4, 5 et 6. Dans cette analyse, les variables complémentaires sont les moyennes, par année et par région (AREG), des sévérités des maladies foliaires. Ces variables sont superposées sur les points du graphe obtenu.

## Résultats

*Etude des facteurs climatiques.* Les tests de Chi-deux réalisés entre les variables climatiques et les variables R, P et A sont rassemblés dans le Tabl. 1. D'une manière générale, les tableaux de contingence font apparaître des relations d'optimum entre R et t, I1, ou I2; les tests indiquent la non-indépendance de ces variables dans les trois groupes de stades considérés (I, II et III). La variable P n'est liée à t, I1, ou I2 que dans les groupes I et II; des températures modérées et des indices de pluies élevés y sont asso-

Tableau 1. Tests d'indépendance des distributions de fréquences. Les résultats sont exprimés par la probabilité  $p$  d'accepter à tort l'hypothèse d'indépendance des distributions. Dans la colonne de droite sont données les structures des tableaux de contingence qui ont été utilisés. Les groupements de classes sont indiqués par des parenthèses. Le seuil d'acceptation de l'hypothèse de dépendance est  $p < 0.10$ ; la Fig. 2 indique cependant des tendances qui ne sont pas démontrées ici (en particulier: la relation entre DS et P). Les groupes I, II et III correspondent aux stades de développement: 1 à 4, 5 à 8 et 9 à 10.

Variables explicatives	R	P	A	dl	Tableaux de contingence
t	$p < 0.0005$	$p < 0.05$	$p > 0.7$	2	t: (1,2),3,4; R,P,A: 0,(1,2,3,4,5)
I I1	$p < 0.0005$	$p < 0.05$	$p > 0.6$	1	I1: 1,(2,3,4); R,P,A: 0,(1,2,3,4,5)
I2	$p < 0.01$	$p < 0.05$	$p > 0.3$	1	I2: (1,2),(3,4); R,P,A: 0,(1,2,3,4,5)
t	$p < 0.05$	$p < 0.05$	$p < 0.0005$	6	t: 1,2,3,4; R,P,A: (0,1),(2,3),(4,5)
II I1	$p < 0.0005$	$p < 0.0005$	$p < 0.3$	4	I1: 1,(2,3),4; R,P,A: (0,1),(2,3),(4,5)
I2	$p < 0.0005$	$p < 0.0005$	$p > 0.4$	4	I2: 1,(2,3),4; R,P,A: (0,1),(2,3),(4,5)
t	$p < 0.005$	$p > 0.7$	$p < 0.0005$	3	t: 1,2,3,4; R,P,A: (0,1,2),(3,4,5)
III I1	$p < 0.05$	$p > 0.6$	$p < 0.05$	2	I1: 1,2,(3,4); R,P,A: (0,1,2,3),(4,5)
I2	$p < 0.005$	$p > 0.6$	$p < 0.005$	2	I2: 1,2,(3,4); R,P,A: (0,1,2,3),(4,5)
Fr	$p < 0.05$	$p < 0.01$	$p < 0.3$	6	Fr: (1,2),(3,4); R,P,A: (0,1,2),3,4,5
DS	$p < 0.3$	$p > 0.5$	$p > 0.5$	2	DS: 1,2,3; R,P,A: (0,1,2),(3,4,5)
PM	$p > 0.5$	$p > 0.5$	$p > 0.5$	1	PM: 1,5; R,P,A: (0,1,2),(3,4,5)
MH	$p < 0.10$	$p < 0.3$	$p < 0.1$	2	MH: 1,2,3; R,P,A: (0,1,2),(3,4,5)
BP	$p > 0.5$	$p > 0.5$	$p > 0.5$	1	BP: 0,1; R,P,A: (0,1,2),(3,4,5)

Table 1. Tests of independance of frequencies distributions. Figures indicate the significance levels  $p$  for acceptance of dependance hypotheses. The lines (explanatory variables) and the columns (variables to be explained; R, P, or A) of the contingency tables are given in the right-hand column. Grouping of classes is indicated by brackets. The significance level for acceptance of the non-indépendance hypothesis is:  $p < 0.10$ ; Fig. 2 shows trends which are not supported by these tests (e.g., the relation between DS and P). Three groups of development stages are considered to study the weather variables: I (STD = 1-4), II (STD = 5-8), and III (STD = 9-10).

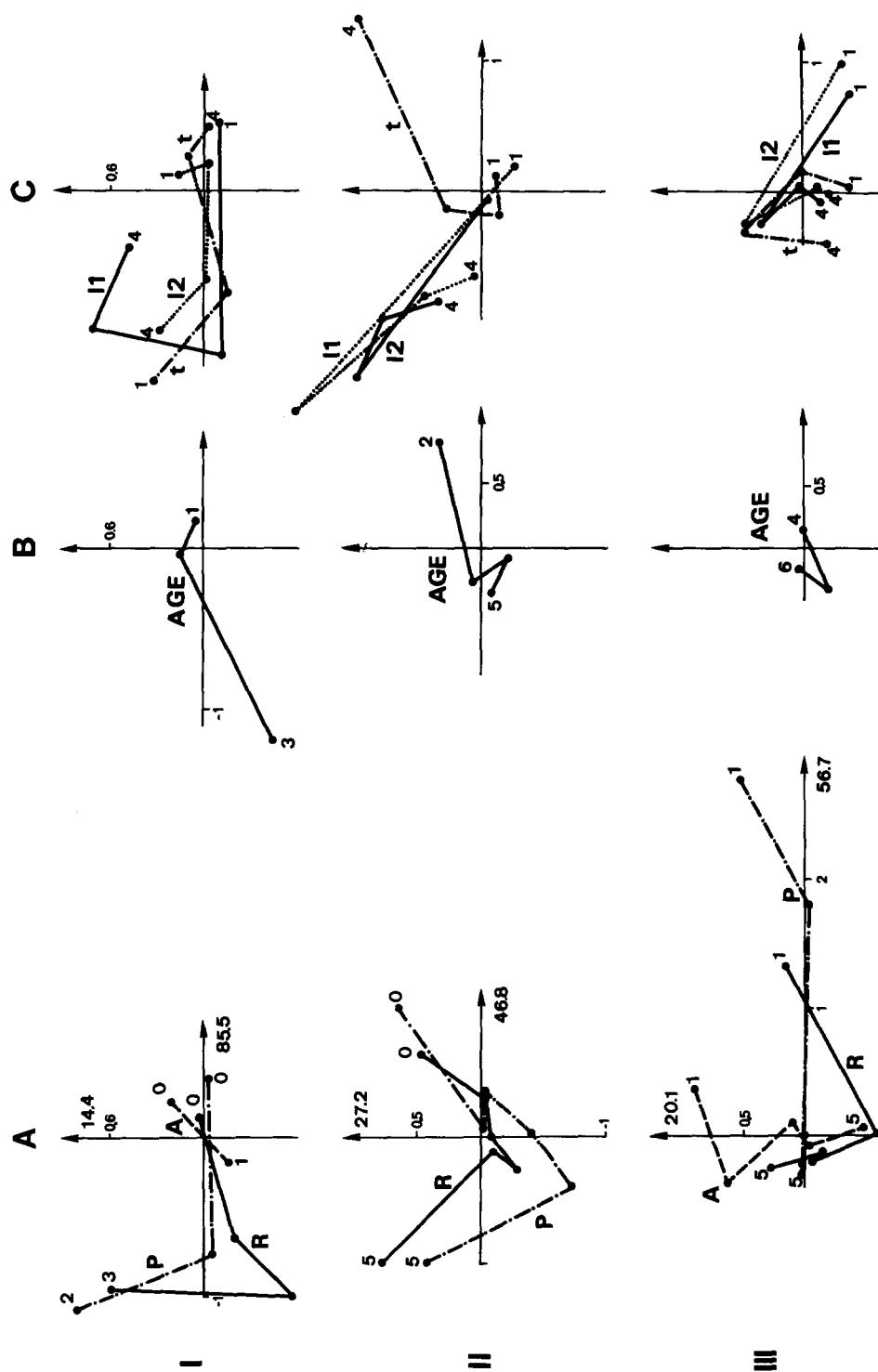


Fig. 1. Effets des conditions climatiques sur les sévérités des maladies foliaires de l'arachide: analyses factorielles des correspondances.

Variables actives: R, P, et A. Variables complémentaires: AGE, I1, I2, et t.

Chaque ligne représente le résultat d'une AFC sur trois groupes de stades de développement: I: plantes jeunes (STD = 1-4, n = 78 champs); II: plantes d'âge moyen (STD = 5 - 8, n = 122); III: plantes âgées (STD = 9-10, n = 109 champs). Les pourcentages d'inertie expliquée sont donnés à proximité de chaque axe. Pour l'interprétation des axes, voir le texte.

A: itinéraires des variables actives; B: itinéraires de AGE (tendances épidémiques résiduelles); C: itinéraires des variables I1, I2 et t.

Les itinéraires correspondant à des contributions faibles n'ont pas été tracés (variable A, graphique IIA). Les unités sur les axes sont constantes en longueur dans chaque ligne.

*Fig. 1. Effects of weather variables on severities of groundnut foliar diseases: correspondence analyses.*

*Active variables: R, P, and A. Complementary variables: AGE, I1, I2 and t.*

*Each line represents the result of a separate correspondence analysis with a group of development stages: I: young plants (STD = 1-4, n = 78 fields); II: medium plants (STD = 5-8, n = 122 fields); III: old plants (STD = 9 - 10, n = 109 fields). Figures indicate the percentages of inertia accounted for by axes. For interpretation of axes, see text.*

*A: paths of active variables; B: paths of AGE (residual epidemic trends); C: paths of weather variables: I1, I2, and t. Paths which correspond to low contributions to axes were not drawn (e.g., variable A: graph IIA). Units on axes have constant lengths in lines I, II or III.*

ciés à de fortes valeurs de P. Dans le groupe III, les valeurs élevées de A sont plus fréquentes lorsque les valeurs de I1 ou I2 sont extrêmes, et lorsque la température est modérée; dans ce groupe, l'indépendance des variables est rejetée.

Les graphes de la Fig. 1 représentent les trois AFC réalisées sur les différents groupes de stades. Les graphes de la colonne de gauche (A) donnent les positions des variables actives (R0 à R5, P0 à P5 et A0 à A5), et les itinéraires correspondants. Le tracé d'un itinéraire correspond à l'apparition d'un gradient d'accroissement de maladie sur un (ou deux) axe. Dans tous ces graphes, l'axe 1 (horizontal) correspond à une opposition entre des valeurs élevées de R et P (à gauche) et des valeurs basses de ces variables (à droite). Dans les analyses I (STD = 1-4) et III (STD = 9-10), l'axe 2 (vertical) oppose des valeurs faibles de A (en haut) à des valeurs fortes (en bas); dans les trois analyses, cet axe oppose également les valeurs extrêmes de R (en haut) aux valeurs moyennes de R (en bas), ce qui produit sur les trois graphiques l'itinéraire incurvé de R. Dans l'analyse II, les contributions absolues des individus Ai aux axes sont très faibles (axe 1: de 0.1 à 2.7%, axe 2: de 0.04 à 20.9%); l'itinéraire correspondant est erratique.

La colonne centrale (B) montre la projection de la variable AGE sur les axes de la colonne A. Ces graphes indiquent que la part de AGE expliquée par les axes obtenus décroît à mesure que l'on s'intéresse à des stades plus avancés: plus les plantes sont proches de la récolte, moins les variations de R, P et A observées sont associées à l'âge des parcelles. En s'adressant au groupe III, l'on a donc moins de risques d'interférences avec les tendances épidémiques.

Les variables climatiques (I1, I2 et t) sont rassemblées dans la colonne C. Dans la plupart des cas (à l'exception de I2 dans la ligne I), les niveaux élevés de R (en haut à gauche) s'opposent aux niveaux extrêmes de I1 et I2 (en bas). Les itinéraires de I1 et I2 passent presque toujours par un point médian voisin de la classe maxima de R.

Les valeurs de  $t$  élevées indiquent, dans les lignes I et II, que des températures fortes s'opposent aux valeurs fortes de  $R$ ; par contre, dans le dernier graphe (IIIC) l'itinéraire de  $t$  indique, comme pour I1 et I2, l'existence d'un point médian proche de R5, les valeurs extrêmes de  $t$  s'y opposant. Ces graphiques indiquent donc l'existence d'une classe optimale des valeurs de I1 et I2 pour une valeur maximale de  $R$ . D'autre part, les valeurs de  $t$  élevées s'opposent aux fortes valeurs de  $R$ ; la présence d'un optimum de  $t$  pour  $R$  est suggérée par l'un des graphes (graphe IIIC). Le développement des épidémies de rouille apparaît donc lié à des conditions optimales de pluviométrie, d'une part, ainsi que de température, d'autre part.

L'itinéraire de  $P$  étant grossièrement parallèle à celui de  $R$  dans deux cas sur trois (Fig. 1, IA et IIA), son interprétation vis-à-vis de I1, I2 et  $t$  est similaire, hormis la notion d'optimum de  $t$ , qui n'apparaît pas dans ce cas. Les interprétations pour  $A$  sont plus délicates. Les résultats (surtout la ligne III) indiquent que les valeurs de  $A$  sont associées aux valeurs extrêmes des variables climatiques, qu'il s'agisse de I1, I2 ou  $t$ . Il convient de noter que les contributions des  $A_i$ , dans toutes ces analyses, sont inférieures à celles de  $R_i$  et  $P_i$ . Des interprétations complémentaires des variations de  $A$  doivent donc être recherchées ailleurs que dans ces graphes.

*Etude des effets des techniques culturales.* Le Tabl. 1 indique que la distribution de la variable  $Fr$  est liée à celles de  $R$  et  $P$ . De même, celle de  $MH$  est liée à celles de  $R$  et  $A$ . Les seuils de signification obtenus pour les tests concernant  $Fr$  et  $P$ ,  $DS$  et  $R$ , ainsi que  $MH$  et  $P$  ( $0.10 < p < 0.30$ ) ne suggèrent que des tendances. Dans le cas du couple  $DS-R$ , la classe DS1 (semis peu dense,  $n = 5$  champs) est très faiblement représentée. Une tendance similaire à celle indiquée dans le Tabl. 1 est retrouvée lorsque l'ensemble des stades ( $n = 279$  champs) est considéré ( $DS-R : p < 0.3$ ). Par exception, la gradation DS1, DS2, DS3 a été maintenue dans la suite de l'analyse.

Les graphes de la Fig. 2 rassemblent les résultats de cette AFC. Dans la Fig. 2A sont représentés les axes obtenus et les itinéraires des variables actives. L'axe 1 oppose des valeurs fortes de  $R$  et  $P$  (à gauche) à des valeurs basses de ces variables (à droite). L'axe 2 oppose des valeurs fortes de  $A$  et des valeurs moyennes de  $R$  (en bas) à des valeurs faibles de  $A$  et des valeurs extrêmes de  $R$  (en haut). Ces axes sont donc indentiques, dans leurs interprétations, à ceux obtenus dans la précédente analyse. On note en particulier, la similitude entre ce graphe ( $n = 83$  champs) et le graphe de la Fig. 1 III A ( $n = 108$  champs).

Les forts niveaux de  $R$  sont associés (Fig. 2B) à une bonne croissance des plantes; les itinéraires de  $Fr$  et  $R$  sont, à une homothétie et une translation près, comparables. De même, mais à un moindre degré, l'accroissement de  $R$  peut être associé à celui de  $DS$  (Fig. 2C) et à une décroissance de  $MH$  (Fig. 2D). Les variables  $BP$  et  $PM$  ne peuvent pas être clairement reliées aux variations de  $R$ . L'accroissement de  $P$  correspond à celui de  $DS$  (Fig. 2C). L'accroissement de  $Fr$  (Fig. 2B) et le passage de  $PM1$  (culture pure) à  $PM5$  (culture en association, Fig. 2C) peuvent également, mais moins nettement, lui être associé. Les autres variables ne présentent pas de correspondances nettes avec  $P$ . Les itinéraires des variables  $A$  et  $MH$  (Fig. 2A, D) sont associés. Les fortes valeurs de  $A$  sont, par contre, éloignées des fortes valeurs de  $Fr$ . Il n'y a pas de lien apparent entre  $A$ , d'une part, et  $DS$ ,  $PM$  et  $BP$ , d'autre part.

Ces graphes mettent en évidence des associations entre les sévérités et des variables caractéristiques de chaque maladie. Ils indiquent donc un effet important des techni-

Fig. 2. Effets des techniques culturales et de la croissance foliaire relative des plantes sur les sévérités des maladies foliaires de l'arachide: analyse factorielle des correspondances.

Variables actives: R, P et A. Variables complémentaires: Fr, DS, PM, MH et BP (voir le texte). Les points indiquent les positions des classes de chaque variable. Seules les classes initiales et finales sont indiquées sur les graphiques, de même que, s'il y a lieu, les classes qui ont été regroupées. Les pourcentages d'inertie expliquée sont donnés à proximité de chaque axe. Pour l'interprétation des axes, voir le texte.

A: itinéraire des variables actives (les classes R0 et R1; R3 et R4; P0, P1 et P2 et A0, A1 et A2 ont été regroupées). B: itinéraires de Fr. C: itinéraire de DS et PM. D: itinéraires de BP et MH. L'analyse porte sur  $n = 83$  champs au stades STD = 9-10, visités en 1983 et 1984.

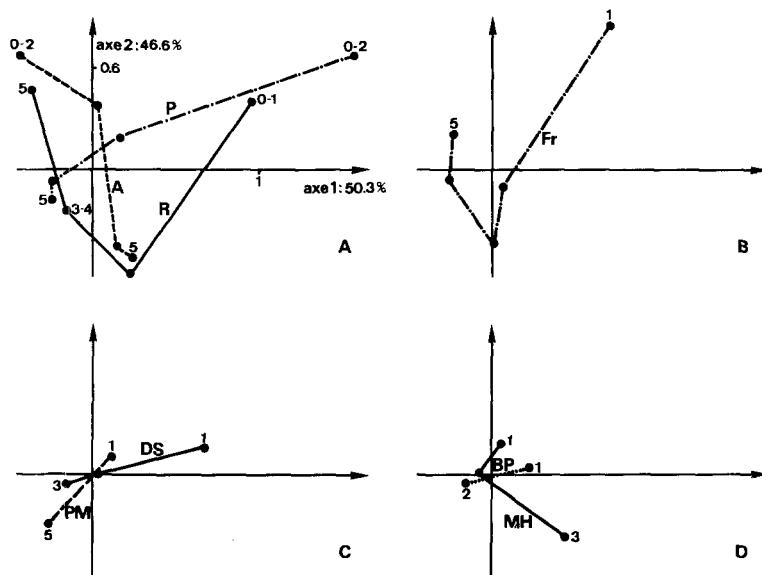
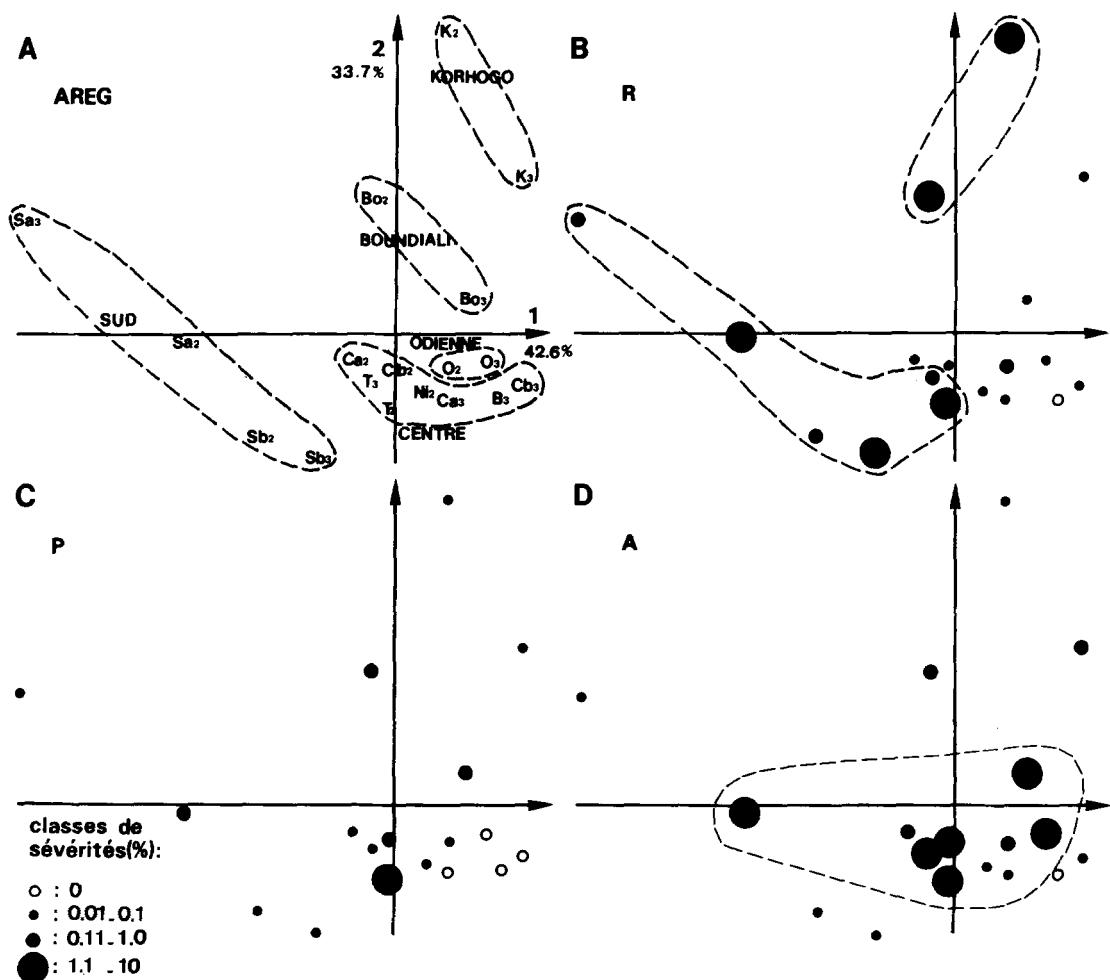


Fig. 2. Effects of cultural practices and relative plant growth on severities of groundnut foliar diseases: a correspondence analysis.

Active variables: R, P, and A. Complementary variables: Fr, DS, PN, MH, and BP (see text). Dots indicate the positions of classes for each variables. The first and the last classes of a series are indicated, as well as, when necessary, classes which have been grouped previously to analysis. Figures indicate the percentages of inertia accounted for by axes. For interpretation of axes, see text.

A: paths of active variables (the following classes have been grouped: R0 and R1; R3 and R4; P0, P1 and P2; A0, A1 and A2). B: path of Fr. C: paths of DS and PM. D: paths of BP and MH. The analysis includes  $n = 83$  field ratings, at development stages STD = 9-10, rated in 1983 and 1984.

ques culturales et de l'état général de la culture (Fr) sur le spectre parasitaire. Parmi les associations entre variables indiquées par ces graphes, certaines ne sont pas confirmées par l'analyse univariée. Il s'agit notamment des associations: DS-R, DS-P, ainsi que Fr-A. Ces tendances, qui s'insèrent dans un schéma général qui paraît cohérent, seront néanmoins prises en considération dans l'interprétation des résultats.



*Etude des effets du calendrier culturel et des densités des cultures.* La Fig. 3 représente l'ACP portant sur les calendriers cultureaux (ds et sds) et les densités régionales de culture (D). Le premier facteur (1, axe horizontal) de cette analyse est, de manière prépondérante, un facteur de regroupement (sds) du semis dans le temps ( $r(1,sds) = -0.80$ ); la date de semis lui est néanmoins fortement corrélée ( $r(1,ds) = -0.73$ ). Le second facteur (2, axe vertical) correspond essentiellement à un gradient croissant de la densité régionale des cultures d'arachide ( $r(2,D) = 0.80$ ). Les corrélations entre AGE et les facteurs 1 et 2 sont modérées:  $r(1,AGE) = -0.59$  et  $r(2,AGE) = 0.55$ . Dans cette analyse, la variable AGE joue un rôle analogue à celui qu'elle occupe dans les AFC. Selon le système d'axes défini par les facteurs 1 et 2, il est possible de représenter les 18 points régions-années de l'analyse (Fig. 3A) et de figurer, sous forme de classes, les sévérités moyennes leurs correspondant (Fig. 3B, C, D).

Deux nuages de points à forte sévérité de rouille peuvent être délimités dans la Fig.

Fig 3. Effets du calendrier cultural et de la densité des cultures sur les sévérités moyennes, par années et par régions, des maladies foliaires de l'arachide.

Variables actives: AGE (tendance épidémique résiduelle), ds, sds et D.

Variables complémentaires: AREG (années et régions, les indices 1 et 2 correspondent à 1983 et 1984), R, P, et A (voir le texte).

Les pourcentages d'inertie expliquée sont donnés à proximité de chaque axe. Pour l'interprétation des axes, voir le texte.

A: variable AREG; B : R; C : P; D : A.

Les sévérités moyennes sont superposées sur les points du graphe sous forme de points de taille différentes.

L'analyse porte sur  $n = 71$  champs, regroupés en 18 années-régions, aux stades STD = 4-6.

*Fig. 3. Effects of sowing dates and of regional density of crop on the mean regional severities of groundnut foliar diseases.*

*Active variables: AGE (residual epidemic trend), ds, sds, and D.*

*Complementary variables: AREG (years/regions; the subscripts 2 and 3 denote 1983 and 1984, respectively), R, P, and A (see text).*

*Figures indicate the percentages of inertia accounted for by axes. For interpretation of axes, see text.*

*A: variable AREG; B : R; C : P; D : A.*

*Mean severities are superimposed on the points of the graph as dots of varying diameters.*

*The analysis includes  $n = 71$  field ratings, grouped into 18 region/years, at development stages STD = 4-6.*

3B. Le premier (en bas) correspond à des régions où la densité des cultures est faible ou moyenne avec des semis étaisés (et souvent tardifs); le second (en haut), à des régions de densités de culture forte, où le semis est relativement groupé (et assez précoce). La proximité des champs, dans l'espace (D élevé) ou dans le temps (sds petit), est donc un facteur favorisant des moyennes régionales élevées de R, ce qui est interprété comme le reflet d'une dispersion de la maladie entre les champs à une méso-échelle.

Cette interprétation n'est pas possible à partir des Fig. 3C et 3D. La Fig. 3D indique une concentration de fortes sévérités de A à des densités de culture faibles ou moyennes; nous ne lui fournissons pas d'interprétation épidémiologique.

Les corrélations de AGE avec les facteurs 1 et 2 mentionnées ci-dessus correspondent à l'existence d'un axe d'âge croissant selon la 2<sup>e</sup> bissectrice du repère, du bas à droite vers le haut à gauche. Les sévérités ne suivent pas de gradient dans ce sens; des interférences importantes entre R, P, A et AGE peuvent donc être écartées.

## Discussion

*Confrontation des résultats de l'enquête à des données expérimentales concernant la rouille de l'arachide.* La théorie épidémiologique postule qu'une épidémie peut être entièrement caractérisée par les paramètres suivants:  $R_c$ , le taux de base corrigé d'infection,  $p$ , la durée de la période de latence, et  $i$ , la durée de la période infectieuse (Van der Plank, 1963, équation 8.3). Ces paramètres sont également à la base de

l'analyse des systèmes en phytopathologie (Zadoks, 1971). Dans cette discussion, on a tenté de rapporter les effets des variables explicatives à des modifications de ces trois paramètres.

L'existence de conditions optimales de pluviométrie pour la sévérité de rouille est indiquée dans les trois analyses de la Fig. 1. Krishna Prasad et al. (1979) ont noté un développement plus important de la rouille lorsque les pluies sont intermittentes. Par ailleurs, des expériences réalisées sur des foyers artificiels de rouille à l'aide d'un simulateur de pluies suggèrent que des pluies modérées (2.5 à 5 mm en 10 mn) favorisent la dispersion (donc augmentent  $R_c$ ), tandis que les pluies violentes (10 à 20 mm en 10mn) ont un effet défavorable (Savary et Janeau, 1986). Le mouillage d'un couvert, par ailleurs, accroît sa capacité de rétention en spores (et  $R_c$ , Chamberlain et Chadwick, 1972). Il en est souvent de même lorsque l'humidité relative au voisinage des feuilles augmente (Rapilly et Foucault, 1976). Enfin, la pluviométrie, en influant sur la physiologie des plantes, est liée à  $p$  chez *P. arachidis*: des essais en serre sur des plantes infectées artificiellement (Savary, données non publiées) ont montré qu'un stress hydrique accroît  $p$  de plus de 100%. L'optimum indiqué par l'analyse de l'enquête peut donc s'interpréter ainsi: aux fortes valeurs de I1 et I2, la dispersion de la maladie est gênée notamment parce que les spores sont en grande partie entraînées au sol ( $R_c$  diminue); lorsque I1 et I2 prennent des valeurs moyennes (ce qui peut être interprété comme une succession régulière d'averses), la dissémination des spores est stimulée, leur dépôt est accru, leur efficacité est augmentée par de plus longues périodes où l'humidité relative est forte ( $R_c$  augmente); lorsque I1 et I2 sont faibles, les taux de survie au cours des trois étapes précédentes sont diminués, et la durée de la période de latence augmente ( $R_c$  diminue,  $p$  augmente).

Des expériences en laboratoire ont montré qu'il existe un optimum thermique voisin de 27 °C pour le développement de *P. arachidis*. Au voisinage de cette température, en effet,  $R_c$  est maximal (l'efficacité de l'inoculum est élevée, de même que l'intensité de sporulation)  $p$  est minimal, et  $i$  est maximal (Savary, 1985b). Ces résultats sont en accord avec ceux de Mallaiah et Rao (1979), qui indiquent qu'une température comprise entre 20 et 30 °C est favorable au développement du parasite. L'analyse de l'enquête indique un effet négatif des températures élevées sur la rouille (Fig. 1); l'existence d'un optimum est suggérée par l'un des graphes (Fig. 1IIIC). Il convient cependant de noter que dans le dossier de données, les températures inférieures à 24 °C sont rares (Savary, 1987a, Tabl. 3).

A partir des données expérimentales et de la littérature concernant  $R_c$ ,  $p$  et  $i$ , il est possible de construire quelques hypothèses sur les conséquences que peuvent avoir les conditions et les techniques culturales sur le développement de la rouille. Une forte croissance relative des plantes (Fr) implique l'absence de stress, notamment hydrique, des plantes, ainsi qu'une densité d'hôte élevée et une forte humidité du couvert. Elle correspond donc à une valeur faible ou moyenne de  $p$ , ainsi qu'à une valeur forte de  $R_c$ : la probabilité de rencontre entre l'hôte et la parasite augmente (Zadoks, 1972), ainsi que l'efficacité de l'inoculum (Mallaiah et Rao, 1979, Savary, 1985a). Une augmentation de Fr est donc favorable pour la rouille. Une densité de semis (DS) forte entraîne, comme précédemment, une densité du couvert plus grande, donc une valeur élevée de  $R_c$ . Par contre, cela n'implique pas nécessairement l'absence de stress. Dans l'ensemble, les valeurs élevées de DS sont donc assez favorables pour le développement de la rouille. Un enherbement élevé (MH) correspond à une densité d'hôte réduite,

donc à une dissipation de l'énergie fournie par le parasite pour sa dispersion (Zadoks et Schein, 1979), et à une diminution de  $R_c$ . Une augmentation de MH correspond également à une compétition vis-à-vis des ressources du sol, notamment en eau, donc à une augmentation possible de  $p$ . Par contre, l'enherbement entraîne une augmentation de la densité du couvert, donc de son humidité; il tend donc à accroître l'efficacité de l'inoculum, donc  $R_c$ . Globalement, on peut considérer qu'un enherbement élevé constitue, a priori, une circonstance assez défavorable pour le développement de la rouille. La présence d'une autre plante cultivée en association avec l'arachide (PM), peut se traduire pas des conséquences analogues à celles de l'enherbement. Enfin, l'implantation de la culture sur billons ou à plat (BP) n'est probablement pas un facteur susceptible de modifier profondément le déroulement des épidémies. Ces hypothèses correspondent assez bien au graphe de la Fig. 2. Il convient, cependant, de noter la différence imprévue entre les itinéraires de MH et PM. Sur ce point au moins, le raisonnement théorique précédent est insuffisant.

*L'extension et la dispersion* ('spread and dispersal', Van der Plank, 1975, Zadoks et Schein, 1979) de la rouille de l'arachide sont les thèmes de la dernière analyse. Une expérience réalisée sur des foyers artificiels (Savary, 1987b) a permis de démontrer la puissante capacité de cette maladie à se disperser à une méso-échelle (dans la parcelle et hors de la parcelle). Selon plusieurs auteurs, cette maladie présente également une forte propension à se disperser sur une macro-échelle (Porter et al., 1984). Le graphe de la Fig. 3B peut être interprété en termes de dispersion de rouille à une méso-échelle. On y note, cependant, deux points (BO<sub>3</sub> et K<sub>3</sub>, deux régions du Nord de la Côte d'Ivoire) correspondant à des semis groupés – et très précoce – ainsi qu'à des densités fortes, pour lesquels les valeurs moyennes de R sont basses. Dans ce cas, c'est peut-être la précocité des semis qui a joué: semés très tôt, les champs n'ont pas été contaminés. On fait alors appel aux notions d'endémicité dans le Sud de la Côte d'Ivoire, et de dispersion à une macro-échelle, qui avaient été développés dans la première partie de l'analyse (Savary, 1987a).

*L'état général des parcelles en relation avec les maladies foliaires.* A bien des égards, l'état général des parcelles d'arachide en Côte d'Ivoire ressemble à celui que l'on observe dans d'autres pays d'Afrique: les variétés sont des cultivars locaux (sensibles aux principales maladies), les densités de semis sont généralement faibles, on n'apporte ni de fumure ni de produits chimiques pour protéger la culture. Ces conditions se retrouvent, au moins en partie, au Mali et au Burkina Faso (Gillier et Silvestre, 1969) ainsi qu'au Mozambique (Malithano et al., 1985). Dans bien des cas, on peut considérer que les rendements *effectifs* de l'arachide sont au niveau des rendements *primitifs* (Zadoks et Schein, 1979). L'itinéraire d'intensification retenu par l'IDEssa (Institut de Recherches pour les Savanes) inclut: l'accroissement des densités de semis, l'introduction de variétés plus performantes, la vulgarisation d'une fumure, une protection insecticide pour les graines, et une protection contre les principaux parasites foliaires, dans l'ordre décroissant des priorités (J.P. Busnardo, comm. pers.). Une autre contrainte importante de la culture est l'enherbement. Une course s'engage, pendant le cycle cultural, entre la croissance des adventices et l'agriculteur. Progressivement, celui-ci adapte sa capacité d'intervention, en délaissant les parcelles qu'il sait ne plus pouvoir entretenir, ou celles dont la mauvaise croissance laisse présager une mauvaise production (en raison, par exemple, d'une sécheresse). Ainsi, de nombreuses parcelles

notées 'enherbées' (MH = 3) au cours de l'enquête sont des parcelles abandonnées, qui ne seront pas récoltées. Cette remarque permet d'éclairer la divergence entre les itinéraires de MH et PM dans la Fig. 2. En effet, Fr s'oppose, en fin de parcours, à MH, mais pas à PM: les cultures fortement enherbées ont, en général, peu de rouille; mais celles qui sont mixtes (PM = 5) peuvent être soigneusement entretenues, et présenter des sévérités variables.

Les graphes de la Fig. 2 permettent d'opposer deux types de parcelles. D'une part, des parcelles en bon état (croissance et densité élevées, enherbement réduit), fortement affectées par *P. arachidis* et assez fortement par *C. personatum* et d'autre part, des parcelles d'aspect médiocre (croissance et densité faibles, enherbement important), fortement affectées par *C. arachidicola*. La relation d'optimum qui lie la croissance végétative de l'arachide (Fr) à sa production (Forestier, 1976), peut, dans les conditions suboptimales des parcelles visitées, être ramenée à une simple relation croissante. Les deux types opposés de parcelles peuvent, ainsi, être considérés comme un nouvel exemple de la 'phytopathologie du changement' lié aux conditions culturales (Zadoks, 1974).

*Epidémiologies comparées de la rouille et des cercosporioses.* Les différences qui marquent les relations entre les conditions climatiques et les maladies, d'une part, les conditions culturales et ces maladies, d'autre part, suggèrent que les interactions climat-plante-parasite ne sont pas d'intensités équivalentes, et ne jouent pas dans des sens identiques pour chacun des parasites. Ainsi, les exigences climatiques de *P. arachidis* paraissent, dans cette analyse, plus étroites que celles de *C. personatum* et surtout *C. arachidicola*.

On peut admettre l'hypothèse générale qu'un bon état physiologique de l'hôte soit favorable à la rouille (causée par un parasite biotrophe), tandis que les cercosporioses (dues à des nécrotrophes) sont probablement favorisées lorsqu'une déficience physiologique de l'hôte apparaît (Zadoks et Schein, 1979). Chez *P. arachidis*, des conditions climatiques défavorables à la croissance des plantes seront alors indirectement défavorables pour la rouille. Vraisemblablement, ces conditions climatiques seront aussi directement défavorables au parasite lui-même. Par contre, chez *C. arachidicola*, des conditions défavorables pour la plante sont indirectement favorables au parasite. Ces mêmes conditions climatiques seront sans doute directement défavorables pour le champignon. Les effets directs et indirects du climat sur le parasite sont donc, dans ce cas, contradictoires. Le raisonnement peut être tenu à partir de conditions favorables à la plante; il aboutit à une contradiction similaire pour *C. arachidicola*. Ces effets contradictoires du milieu sur le couple hôte-parasite peuvent ainsi expliquer, au moins en partie, la difficulté de leur interprétation dans le cas des cercosporioses, et notamment, de *C. arachidicola*.

La dispersion de la rouille à une macro-échelle a été évoquée au cours d'une analyse préliminaire (Savary, 1987a). A une échelle moyenne, la dispersion entre champs apparaît également comme une caractéristique importante de cette maladie (Fig. 3A, Savary, 1987b). Les résultats obtenus au cours de cette enquête ne permettent pas de mettre en évidence une dispersion à grande (Savary, 1987a) ou à moyenne (Fig. 3B et C) échelle pour les cercosporioses. Deux mécanismes de libération et de transport (Rapilly, 1983) des spores différents seraient essentiellement responsables de la dispersion de ces maladies: une libération passive et un transport par le vent pour la rouille

(Mallaiah et Rao, 1982; Savary, 1986), une dissémination par le mécanisme de rejaillissement pour les cercosporiose. Ces mécanismes correspondent à des distances de transport différentes.

*Validité des conclusions.* La validité des conclusions de cette enquête est liée à la représentativité de l'échantillon de champs visités. En admettant que chacun d'entre eux représente, en moyenne, 0,5 ha, la surface échantillonnée peut être estimée à 0,08%, seulement, de la surface cultivée en arachide pendant ces trois années en Côte d'Ivoire. Ceci, de même que le biais inévitable introduit par un échantillonnage de champs situés près des routes, est partiellement compensé par l'étendue de la zone enquêtée. On note, d'autre part, la cohérence des interprétations attribuées aux axes des trois analyses de la Fig. 1, ainsi que la similarité entre les Fig. 1 IIIA et 2 A (cette dernière correspond à un sous-échantillon de la première analyse). Cette stabilité des interprétations suggère leur validité.

Dans le cas de la rouille, l'analyse de cette enquête permet d'évaluer qualitativement des informations épidémiologiques relevant de niveaux d'intégration plus bas. Dans l'ensemble, les données concernant une ou quelques étapes du cycle de *P. arachidis* permettent assez bien de prévoir et d'interpréter les résultats de l'analyse multivariée. L'étape prochaine de ces études pourrait aborder la synthèse quantitative de ces études monocycliques; la démarche serait alors l'analyse des systèmes, et la simulation (Zadoks, 1972; Kranz et Hau, 1980). L'épidémiologie de la rouille de l'arachide, d'après les données actuelles, peut être caractérisée par quelques faits saillants de cette analyse: (1) les exigences climatiques du parasite sont relativement strictes, (2) la capacité de dispersion de la maladie à petite, moyenne et grande échelle est considérable, et (3) le développement de la rouille est étroitement lié à un bon état physiologique de l'hôte. Ce dernier point devrait attirer l'attention du développeur. L'intensification des cultures en vue d'accroître les rendements (Janzen, 1973) qui est en cours en Côte d'Ivoire, passera sans doute par plusieurs de ces étapes: agrandissement et rapprochement des parcelles, accroissement des densités de semis, uniformisation des variétés, apport de fumure, et désherbage. Celles-ci favorisent les maladies des plantes, en général (Waggoner, 1962; Zadoks et Schein, 1979), et la rouille de l'arachide en particulier. Ainsi, les efforts actuels (Porter et al., 1984; Subrahmanyam et al., 1985) en vue d'accroître la résistance partielle de l'arachide vis-à-vis de *P. arachidis* se justifient-ils pleinement.

## Remerciements

Monsieur le Professeur J.C. Zadoks (Département de Phytopathologie, Wageningen, Pays-Bas) est vivement remercié pour l'intérêt stimulant qu'il a porté à la réalisation et l'analyse de cette enquête. L'auteur remercie également Monsieur M. Noirot (Laboratoire de Génétique, Centre d'Adiopodoumé) pour l'assistance qu'il a apportée dans l'utilisation de son logiciel statistique, 'NDMS'. Une partie de cette étude a bénéficié de l'appui de la Compagnie Ivoirienne pour le Développement des Textiles (C.I.D.T.) et des conseils de Monsieur J.P. Busnardo (Filière Arachide, IDESSA). L'auteur leur en exprime ses remerciements.

## Samenvatting

### *Enquête naar de schimmelziekten van de aardnoot (Arachis hypogaea) in Ivoorkust. II. Epidemiologie van de aardnootroest (Puccinia arachidis)*

Bij een enquête naar de teelt van aardnoot door kleine boeren in Ivoorkust werden gegevens verzameld over de bladziekten, vooral over de aardnootroest. De gegevens werden statistisch bewerkt met behulp van factoriële correspondentie-analyse en principale componenten-analyse. Deze analyses leidden tot een aantal epidemiologische kenmerken van de roest: tamelijk strikte eisen aan regenval en temperatuur, een ontwikkeling gekoppeld aan een goede fysiologische toestand van de waard, en een sterke neiging van de schimmel tot verspreiding over midden-lange en lange afstanden.

Voor de cercosporiosen, in het bijzonder die veroorzaakt door *Cercospora arachidicola*, gold het tegendeel. Deze ziekte had geen uitgesproken milieueisen, ontwikkelde zich op middelmatige standplaatsen, en had veel minder mogelijkheden tot verspreiding. De resultaten verkregen voor de roest waren in goede overeenstemming met de gegevens eerder verkregen uit monocyclische studies. Zij tonen de risico's die waarschijnlijk gepaard zullen gaan aan een proces van intensivering van de aardnootteelt.

## Références

- Benzécri, J.P. et collaborateurs, 1973. L'analyse des données. II. L'analyse des correspondances. Dunod, Paris. 632 pp.
- Butt, D.J. & Royle, D.J., 1974. Multiple regression analysis in the epidemiology of plant diseases. In: Kranz, J. (Ed.), *Epidemics of plant diseases*. Springer-Verlag, Berlin/Heidelberg/ New York. p. 78-114.
- Chamberlain, A.C. & Chadwick, R.C., 1972. Deposition of spores and other particles on vegetation and soil. *Annals of Applied Biology* 71: 141-158.
- Forestier, J., 1976. Résumé d'une bibliographie de l'arachide. ONAREST-ORSTOM, Yaoundé, 194 pp.
- Gillier, P. & Silvestre, P., 1969. L'arachide. Maisonneuve et Larose, Paris, 292 pp.
- Harrison, A.L., 1972. Observations on the development and spread of peanut rust in south Texas in 1971. *Plant Disease Reporter* 56: 873-874.
- Janzen, D.H., 1973. Tropical agroecosystems. *Science* 182: 1212-1219.
- Kranz, J. & Hau, B., 1980. Systems analysis in epidemiology. *Annual Review of Phytopathology* 18: 67-83.
- Krishna Prasad, K.S., Siddaramaiah, A.L. & Hedge, R.K., 1979. Development of peanut (groundnut) rust disease in Karnataka State, India. *Plant Disease Reporter* 63: 692-695.
- Lebart, L. & Fénelon, J.P., 1975. Statistiques et informatiques appliquées. Dunod, Paris, 439 pp.
- Malithano, A.D., Ramanaiah, K.V., Monjana, A.M., Chilengue, B.S. & Uaine, R.N., 1985. Factors affecting groundnut production in Mozambique. In: McDonald, D. & Beckerman, S.R. (Eds), ICRISAT: Proceed. Regional groundnut workshop for Southern Africa, p. 61-55.
- Mallaiah, K.V. & Rao, A.S., 1979. Groundnut rust: factors influencing disease development, sporulation and germination of uredospores. *Indian Phytopathology* 32: 382-388.
- Mallaiah, K.V. & Rao, A.S., 1982. Aerial dissemination of urediniospores of groundnut rust. *Transactions of the British Mycological Society* 78: 21-28.
- O'Brien, R.G., 1977. Observation on the development of groundnut rust in Australia. *PANS* 23: 297-299.

- Porter, D.M., Smith, D.H. & Rodriguez-Kabana, R. (Eds), 1984. Compendium of peanut diseases. The American Phytopathological Society, St. Paul, USA, 73 pp.
- Rapilly, F. & Foucault, B., 1976. Premières études sur la rétention de spores fongiques par des épidermes foliaires. *Annales de Phytopathologie* 8: 31-40.
- Rapilly, F., 1983. Effets de quelques facteurs physiques du climat sur diverses séquences épidémiques. *EPPO Bulletin* (2) 13: 63-68.
- Reis, L.G.L., 1982. Observations on groundnut rust (*Puccinia arachidis*) in Mozambique. *Garcia de Orta, Sér. Estudos Agronomicos* 9: 61-70.
- Savary, S. 1985a. Comparaison de différentes techniques d'infection de folioles d'arachide par *Puccinia arachidis* Speg. *Agronomie* 5: 325-329.
- Savary, S., 1985b. Effets du niveau de contamination et de la température sur quelques étapes du cycle de *Puccinia arachidis* Speg. *Agronomie* 5: 479-485.
- Savary, S., 1986. Relative humidity and wind velocity associated with diurnal rhythmicity of aerial dispersal of *Puccinia arachidis* urediniospores. *Netherlands Journal of Plant Pathology* 92: 115-125.
- Savary, S., 1987a. Enquête sur les maladies fongiques de l'arachide (*Arachis hypogaea*, L.) en Côte d'Ivoire. I. Méthodes d'enquête et étude descriptive: les conditions culturelles et les principales maladies. *Netherlands Journal of Plant Pathology* 93: 167-188.
- Savary, S., 1987b. The effect of age of the groundnut crop on the development of primary gradients of *Puccinia arachidis* foci. *Netherlands Journal of Plant Pathology* 93: 15-24.
- Savary, S. & Janeau, J.L., 1986. Rain-induced dispersal of *Puccinia arachidis* studied by means of a rainfull stimulator. *Netherlands Journal of Plant Pathology* 92: 163-174.
- Subrahmanyam, P. & McDonald, D., 1982. Groundnut rust. Its survival and carry-over in India. *Proceedings, Indian Academy of Sciences* 91: 93-100.
- Subrahmanyam, P., Reddy, L.J., Gibbons, R.W. & McDonald, D. 1985. Peanut rust: a major threat to peanut production in the semi-arid tropics. *Plant Disease* 69: 813-819.
- Van der Plank, J.E., 1983. Plant diseases: epidemics and control. Academic Press, New York/London. 349 pp.
- Van der Plank, J.E., 1975. Principles of plant infection. Academic Press, New York/San Francisco/London. 216 pp.
- Waggoner, P.E., 1962. Weather, space, time, and chance of infection. *Phytopathology* 52: 1100-1108.
- Zadoks, J.C., 1971. Systems analysis and the dynamic of epidemics. *Phytopathology* 61: 600-610.
- Zadoks, J.C. 1972. Methodology in epidemiological research. *Annual Review of Phytopathology* 10: 253-276.
- Zadoks, J.C., 1974. The role of epidemiology in modern phytopathology. *Phytopathology* 64: 918-923.
- Zadoks, J.C. & Schein, R.D., 1979. Epidemiology and plant disease management. Oxford Univ. Press, New York/Oxford. 427 pp.